

УДК 576.895.42 : 591.1

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ОРГАНА ГАЛЛЕРА АРГАСОВЫХ КЛЕЩЕЙ
ORNITHODOROS MOUBATA
И ALVEONASUS LAHORENSIS (ARGASIDAE)

С. А. Леонович

Зоологический институт АН СССР

Статья завершает цикл морфологических исследований органа Галлера аргасовых клещей методами растровой и просвечивающей электронной микроскопии (Балашов, Леонович, 1977; Леонович, 1979). Изучение особенностей ультратонкого строения органов Галлера орнитодоидного (*O. moubata*) и альвеоназусного (*Al. lahorensis*) типов в сравнении с исследованными ранее позволило приблизиться к пониманию эволюции основного дистантного рецепторного органа в пределах всего семейства Argasidae. Показано, что основную роль в эволюции органа Галлера у аргазид играют преобразования различных несенсорных структур, которые определяют изменения совокупности сенсорных элементов в основных отделах органа Галлера — капсуле и передней группе сенсили. Характерными чертами в эволюции органа Галлера аргазид являются морфологически прогрессивная дифференцировка капсулы и редукция передней группы сенсили.

Орган Галлера является важнейшим дистантным чувствительным органом иксодоидных клещей (надсемейство Ixodoidea), играющим существенную роль в поведении и эволюции этих кровососущих членистоногих — переносчиков возбудителей опасных инфекций. В последние годы в Лаборатории паразитологии Зоологического института АН СССР (группа электронной микроскопии) проводятся планомерные исследования строения органа Галлера иксодоидных клещей семейства Argasidae в просвечивающем электронном микроскопе и посвящены особенностям ультраструктуры органа у представителей триб Ornithodorini (*O. moubata*) и Otobiini (*Al. lahorensis*), составляющих подсемейство Ornithodorinae. Представитель второго подсемейства — Argasinae, составляющего вкупе с Ornithodorinae семейство Argasidae, — *A. tridentatus*, исследован автором ранее (Леонович, 1979).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовались голодные самцы и самки клещей *O. moubata* Murray и *Al. lahorensis* (Neum.) из лабораторной культуры, полученные от нимф разных возрастов. Ряд деталей строения органа изучался на клещах *O. papillipes*. Методы фиксации, заливки, окраски, а также подготовки препаратов для растрового электронного микроскопа те же, что и ранее (Леонович, 1979).

Просмотр и фотографирование ультратонких срезов, полученных на ультрамикротоме LKB-3, проводился в электронном микроскопе Tesla BS-613. Внешнее строение органа Галлера было исследовано в сканирующем электронном микроскопе Stereoscan-2A (Кембридж).

Внешнее строение органов Галлера у *O. moulayi* и *Al. lahorensis* подробно разобрано в специальной работе (Балашов, Леонович, 1977). Поэтому, ограничившись краткой характеристикой наружного строения органа, перейдем непосредственно к описанию особенностей его ультраструктуры у каждого из изученных видов клещей.

ORNITHODOROS MOUBATA

Орган Галлера этого клеша, как и у всех иксодоидей, размещается на тарсальном сегменте передней конечности и состоит из двух основных отделов: капсулы и передней группы сенсилл, типично орнитодоидного

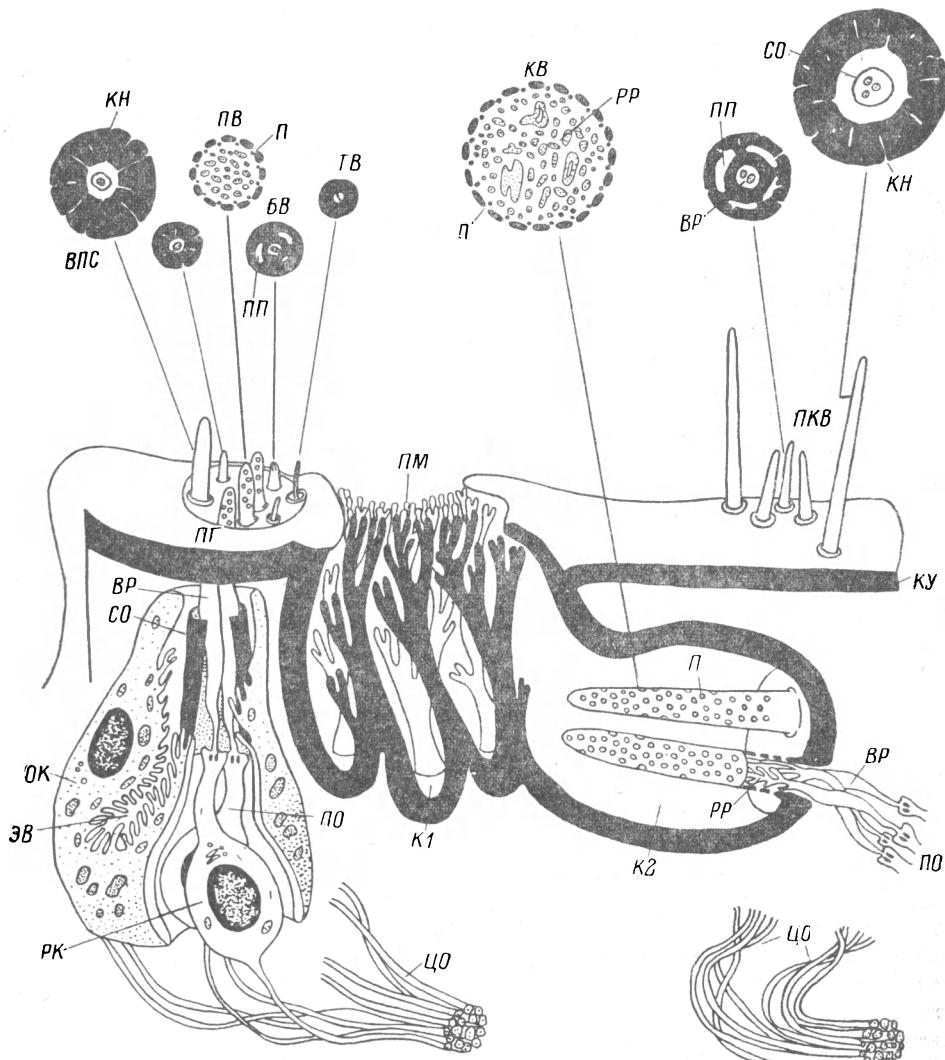


Рис. 1. Строение органа Галлера клеща *O. tenuis*, по данным электронной микроскопии. Число сенсилл в отделах органа для упрощения схемы уменьшено.

ВР — видоизмененные реснички рецепторных клеток; волосковые отделы сенсилил: волоски сенсилил передней группы — *БВ* — бороздчатый, *ВПС* — волоски подгруппы сенсилил, *ПВ* — пористый, *ТВ* — тонкий; *К*, *К1*, *К2* — капсула (цифры соответствуют отделам капсулы); *КН* — канальцы; *КУ* — кутикула; *ОК* — оберточная клетка; *П* — пора; *ПГ* — передняя группа сенсилил; *ПМ* — плеоморфы; *ПО* — периферический отросток рецепторной клетки; *ПП* — периферическая полость; *РК* — рецепторная клетка; *РР* — разветвления ресничек; *СО* — сколопоидная оболочка; *ЦО* — центральный отросток рецепторной клетки; *ЭВ* — экстраклеточная вакуоль.

плана строения (Балашов, Леонович, 1977). Полученные автором данные по ультраструктуре органа Галлера *O. touvata* схематически представлены на рис. 1, детали строения различных элементов органа иллюстрируются микрофотографиями (рис. 2, 1—8; см. вклейку).

Характерной особенностью строения капсулы органа Галлера *O. moubata* является распадение ее на 2 отдела: во внутреннем, более глубоком, помещаются пористые волоски 7 обонятельных сенсилл, в наружном — только плеоморфы (дихотомически ветвящиеся кутикулярные выросты, не выполняющие сенсорной функции (рис. 1; 2, 1). Каждая обонятельная сенсилла включает 5 биполярных чувствительных клеток, центральные отростки (аксоны) которых следуют в ножной нерв, а периферические отростки — к основанию полого пористого кутикулярного волоска; сам волосок — кутикулярный аппарат сенсиллы, а также две оберточные клетки (рис. 1—4). Апикальный отдел периферического отростка рецепторной клетки представлен видоизмененной ресничкой (рис. 2, 3—4). В полости волоска ресничка обильно ветвится (рис. 2, 5). Поры в стенках волоска обычного для иксодоидей «закупоренного» типа (рис. 1; 2, 5) (Леонович, 1977, 1978, 1979). Особенностью строения оберточных клеток, образующих вокруг ресничек рецепторных клеток сколопоидную оболочку (рис. 2, 4) и экстра-клеточную вакуоль, выстланную микроворсинками (рис. 1, 2, 4), является присутствие в цитоплазме большого числа жироподобных включений (рис. 1).

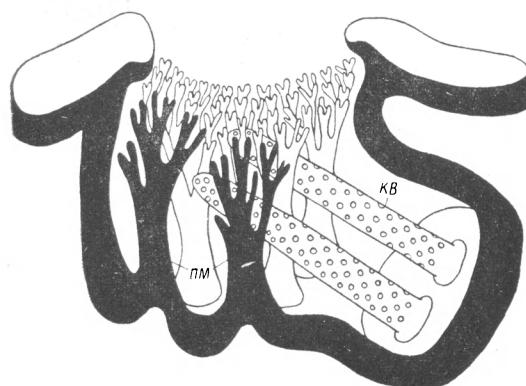


Рис. 3. Взаимное расположение волосков капсулярных сенсилл (KB) и плеоморфов (PM) в капсule органа Галлера *O. papillipes*. Пропорции не соблюдены. Число волосков и плеоморфов для упрощения уменьшено.

Передняя группа сенсилл у *O. moubata* представлена 9 небольшими, компактно расположеными волосками (рис. 1; 2, 1). В сканирующем электронном микроскопе среди волосков удается выявить 3 пористых (рис. 2, 2), остальные практически не поддаются идентификации. Однако исследования органа на срезах в просвечивающем электронном микроскопе позволили установить, что передняя группа сенсилл и у *O. moubata* включает в себя гомологичные с прочими изученными аргазидами типы волосков. Подробное описание их ультраструктуры не приводится, так как почти полностью соответствует таковому изученного ранее *A. tridentatus* (Леонович, 1979). Всего в передней группе имеется: 3 пористых волоска, 2 тонких волоска, 1 бороздчатый волосок и 3 волоска, гомологичные таковым подгруппы сенсилл клещей рода *Argas* (Леонович, 1979). Гомология одного из них длинному волоску подгруппы сенсилл аргазин доказывается присутствием трубчатых телец — структур, характерных для тактильных mechanoreцепторов членистоногих (рис. 2, 7), несмотря на то, что размеры этого волоска, в отличие от такового аргазин, очень малы. Следует отметить, что большинство типов волосков передней группы *O. moubata* обладает чертами ультраструктуры, свидетельствующими об идущем процессе редукции; тип волоска выявляется лишь после кропотливых исследований большого числа препаратов и сравнения с аргазинами.

Посткапсулярные волоски (рис. 1; 2, 1) включают 3 небольших по длине волоска, объединенных в тесную группу, и 2 длинных волоска, размещающихся по сторонам от нее. Строение воспринимающего аппарата этих сенсилл (кутикулярного волоска и связанных с ним тем или иным образом видоизмененных апикальных отделов рецепторных ресничек) видно из рис. 1.

Отличия изученного нами *O. papillipes* от описанного выше состоят в том, что волоски передней группы у него олигомеризованы до 5 (по 1 волоску каждого из типов), а капсула не разделена на два отдела, хотя

частичное обосабление оснований волосков капсулярных сенсилл имеется (рис. 3). Детали строения клеточных и кутикулярных элементов сенсилл различных типов идентичны таковым *O. mouabata*, вплоть до наличия жиро-подобных включений в оберточных клетках.

ALVEONASUS LAHORENSIS

По наружным морфологическим признакам орган Галлера клещей рода *Alveonasus* отнесен нами к особому типу (Балашов, Леонович, 1977). Не имея возможности изучить этот орган у представителей других родов трибы *Otobiini*, не обитающих на территории СССР, мы воздержались от термина «отобиинный тип», а назвали его «альвеоназусным».

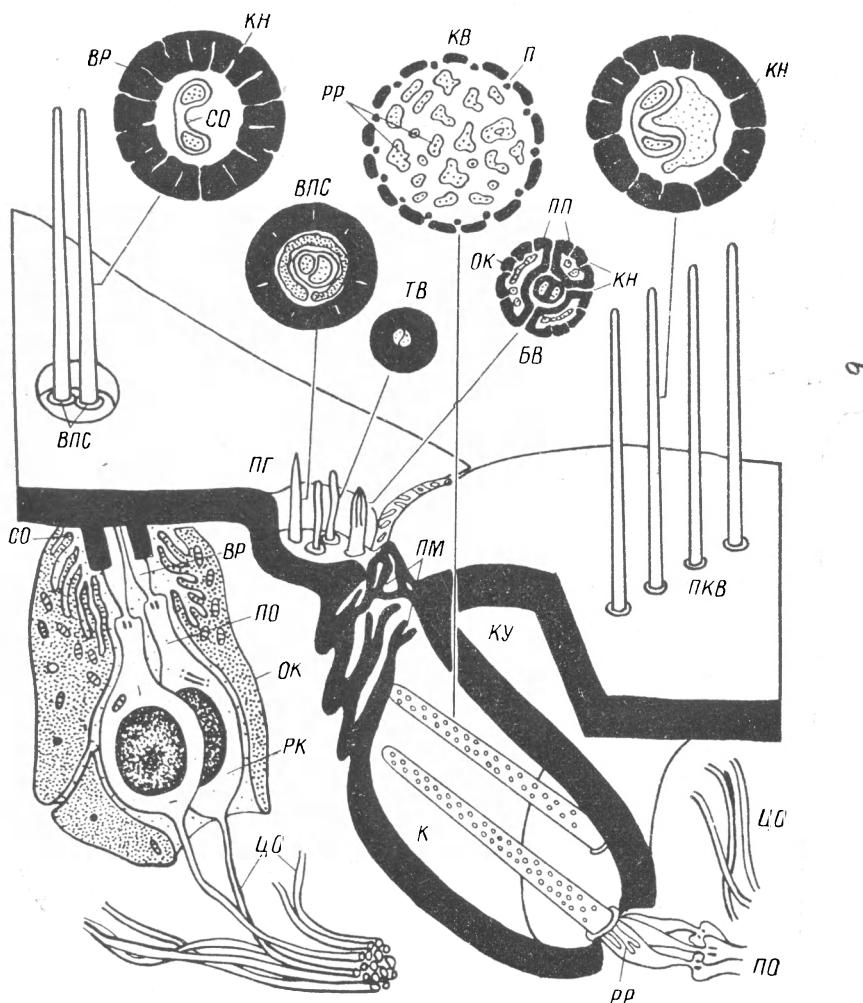


Рис. 4. Строение органа Галлера *Alveonasus lahorensis*, по данным электронной микроскопии.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

Полученные данные по ультраструктуре органа Галлера альвеоназусного типа схематически представлены на рис. 4, некоторые детали строения иллюстрируются микрофотографиями (рис. 5, см. вкл.).

Капсулярное отверстие органа Галлера *Al. lahorensis* в сканирующем электронном микроскопе выглядит как узкая, длинная щель, расположенная поперек продольной оси тарсального членика (рис. 5, 1). В этой щели на больших увеличениях видны ветвящиеся, анастомозирующие плеоморфы (рис. 5, 2). Вытянутое параллельно щели расположение капсулярных

сенсилл затрудняет их подсчет; по нашим данным, их в капсule *Al. lahorensis* 4 или 5. Каждая сенсилла иннервируется 4—5 рецепторными клетками обычного строения (рис. 4; 5, 3). Окруженные сколопоидной оболочкой реснички рецепторных клеток каждой сенсиллы следуют к своему пористому полому волоску, в полости которого ветвятся (рис. 5, 3, 4). Особенности взаиморасположения сенсилл и плеоморфов в капсule показаны на рис. 4.

В передней группе сенсилл *Al. lahorensis* имеется следующий набор волосков: 2 тонких, 1 бороздчатый и 1 конический (рис. 4; 5, 5, 6). «Конический» волосок передней группы сенсилл, как показывает сравнительный анализ, гомологичен одному из коротких волосков подгруппы сенсилл аргазин (Леонович, 1979). Ранее этот волосок был ошибочно отнесен нами к типу пористых (Балашов и Леонович, 1977). Дистальнее волосков собственно передней группы сенсилл размещаются два длинных волоска (рис. 4; 5, 1), гомологичных длинным волоскам подгруппы сенсилл аргазин, что доказывается особенностями строения воспринимающих аппаратов этих сенсилл: каждая из них иннервируется 3—4 рецепторными клетками, реснички 2 из них крепятся у основания волоска, образуя трубчатые тельца, а реснички остальных следуют, не ветвясь, в полости волоска, толстые стенки которого пронизаны тонкими канальцами. Сходным строением обладают посткапсуллярные волоски *Al. lahorensis* (рис. 4; 5, 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что и по ультраструктурным особенностям органы Галлера орнитодоидного (*O. toubata*) и альвеоназусного (*Al. lahorensis*) типов сильно различаются, что подтверждает правомочность подобного разделения на типы, сделанного после исследования большого числа видов в растровом электронном микроскопе.

Таким образом, к настоящему моменту мы располагаем сведениями о строении органа Галлера почти во всех основных группировках семейства аргасовых клещей, вплоть до подродов. В растровом электронном микроскопе изучено внешнее тонкое строение органа у представителей подсемейства Argasinae: род *Argas* (единственный, входящий в состав подсемейства), подроды *Argas* s. str., *Persicargas*, *Caricos* (Cerny e. a., 1973; Балашов, Леонович, 1977); подсемейства Ornithodorinae: триба *Otobiini* — род *Alveonasus*, триба *Ornithodorini*, род *Ornithodoros*: подроды *Ornithodoros*, *Pavlovskyella*, *Theridoros*, *Alectorobius* (Балашов, Леонович, 1977). Неизученными остались два редких подрода в роде *Argas* (*Secretargas*, *Chiropterargas*), представители рода *Otobius* (из подсемейства Ornithodorinae, трибы *Otobiini*), а также некоторые из не встречающихся на территории СССР группировок Ornithodorinae, систематический статус которых является спорным. Однако имеющийся материал позволяет нам соответствующим образом интерпретировать имеющиеся светооптические данные по представителям указанных групп.

На сериях срезов в просвечивающем электронном микроскопе исследованы все обнаруженные типы строения органа Галлера: аргазинный (Roshdy e. a., 1972; Леонович, 1979), орнитодоидный и альвеоназусный (отобиинный).

Все это позволяет нам провести сравнительный анализ строения важнейшего обонятельного органа в пределах всего семейства аргасовых клещей и выявить общие закономерности и особенности возможных эволюционных преобразований органа Галлера в основных систематических группировках семейства.

Эволюция органа Галлера аргасовых клещей. Рассмотрение всего надсемейства Ixodoidea в целом позволяет нам считать, что дифференцировка сенсилл на несколько одинаковых во всей группе типов, их концентрация и образование основных отделов органа Галлера, составленных из однотипных элементов, произошли еще у гипотетических предков иксодоидей. Биологический смысл процесса концент-

рации сенсилл на дистальных члениках передних конечностей заключается в возможности более точной локализации источника запахового раздражителя в условиях приспособления иксодоидных клещей к паразитизму на теплокровных животных. С самыми ранними этапами эволюции органа связано, видимо, и погружение обонятельных сенсилл в ямку, приведшее к образованию капсулы. Смысл подобного процесса состоит, вероятно, в защите тонкостенных пористых волосков обонятельных сенсилл в первую очередь от механических повреждений, так как дифференцировка самих сенсилл в данном случае заключается в развитии таких морфологических признаков, которые делают волоски непрочными и уязвимыми: увеличение длины, утоньшение стенок полого волоска, повышение плотности пор и другие. Интересно, что в случае гипертрофированного развития пористого волоска передней группы сенсилл, расположенного открыто, что наблюдается у некоторых иксодид (*Hyalomma asiaticum*), стенки волоска значительно утолщаются, а в его полости развиваются мощные кутикулярные стержни-опоры (Леонович, 1978).

С ранними этапами эволюции органа Галлера связано, видимо, и развитие плеоморфов — выростов кутикулы, не выполняющих сенсорной функции. Происхождение этих структур пока неясно, однако их функциональное назначение не вызывает сомнений: усиление защиты волосков капсулярных сенсилл, что могло иметь особое значение на ранних стадиях погружения капсулярных сенсилл, которое шло, видимо, обычным для членистоногих способом (наклонное погружение); следы этого сохранились в наклонном, а часто параллельном поверхности кутикулы положении волосковых отделов капсулярных сенсилл у большинства рецентных иксодоидей. Защитная функция плеоморфов доказывается тем, что при развитии каких-либо иных защитных приспособлений — разрастании верхних краев стен капсулярного углубления с образованием крышки капсулы, что наблюдается у некоторых аргасовых клещей (*Alectorobius*, *Carios*), происходит редукция плеоморфов, причем последние сохраняют характерные признаки организации. Например, у *Argas vespertilionis*, несмотря на редукцию плеоморфов, они анастомозируют вершинами, что типично для всех *Argas* и лишено функционального смысла под прочной крышкой капсулы, развившейся у указанного вида вторично.

Дальнейшее погружение сопровождалось либо ростом и гипертрофированным развитием плеоморфов, как основных защитных приспособлений (аргасовые клещи), либо разрастанием верхних краев ямки и образованием так называемой крышки капсулы (иксодовые клещи). У последних плеоморфы сохраняются в редуцированном виде под крышкой капсулы (кроме рода *Ixodes*).

Развитие защитных приспособлений прослеживается и в эволюции второго отдела органа Галлера — передней группы сенсилл. У иксодин, например, она погружена в обширное углубление, или же развиваются мощные защитные волоски (*Scaphixodes*) (Балашов и Леонович, 1978). Подобного рода преобразования отмечаются и у аргазид.

Кроме того, в эволюции органа Галлера прослеживаются изменения совокупностей сенсилл (процессы олигомеризации и другие), а также процессы, затрагивающие ультраструктурную организацию самих сенсилл на клеточном уровне.

Рассмотрим подробнее эволюционные преобразования органа Галлера у аргасовых клещей по отделам.

К а п с у л а. Несмотря на разнообразия в анатомическом строении обонятельного отдела органа Галлера (капсулы), ультраструктура сенсорных элементов — сенсилл капсулы — практически идентична у всех исследованных видов. В данном случае все эволюционные преобразования, во всяком случае, выявляемые морфологически, затрагивают лишь общую анатомию капсулы, как отдела органа.

Основной тенденцией в эволюции капсулы, прослеживаемой у всех иксодоидей, является улучшение защитных приспособлений. Этот процесс определяется двумя противоположными требованиями: с одной стороны,

наилучшая защита волоскам (от механических повреждений, возможно, и от других неблагоприятных факторов) обеспечивается при их максимальной изоляции от среды. С другой стороны, наилучшее выполнение ими основной функции (обоняние) требует, напротив, максимальной доступности среды для волосков. Оптимальные пути реализации указанных требований достигаются в различных группах иксодоидей по-разному.

У иксодовых клещей образовалась цельная крышка капсулы с относительно небольшим отверстием. Чрезвычайно выгодным для них, таким образом, было увеличение полезной площади этого отверстия при сохранении прочностных свойств крышки. Это и способствовало, видимо, появлению щелевидного отверстия простой формы (*Haemaphysalis*), сильно изогнутой длинной щели (*Amblyomma*, *Aropomma*), изрезанной щели

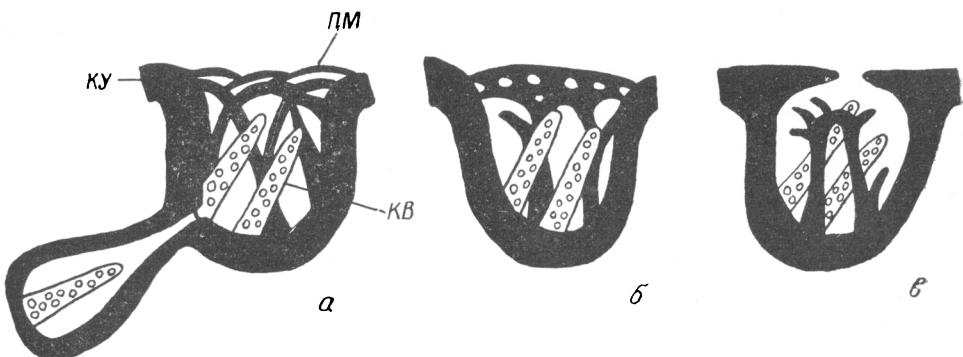


Рис. 6. Особенности строения капсулы органа Галлера у клещей рода *Argas* (подсемейство Argasinae).

а — подрод *Argas* s. str., б — подрод *Persicargas*, в — подрод *Carios*.
 Обозначение такие же, как на рис. 1.

(*Dermacentor*) или лопастного щелевидного отверстия (*Rhipicephalus*, *Hyalomma*).

У аргасовых клещей основную роль в совершенствовании защитных свойств капсулы приняли на себя плеоморфы. В подсемействе Argasinae на ранних этапах произошел анастомоз вершин ветвлений плеоморфов, что позволило путем слияния и уплощения этих вершин создать весьма совершенную сплошную крышку капсулы, перфорированную множеством мелких отверстий (*Persicargas*, рис. 6, б). Разные стадии сходного процесса наблюдаются у рецентных *Argas* s. str. (рис. 6, а). У представителей *Carios* на более поздних этапах произошло разрастание краев ямки по «иксодовому» типу, что привело к некоторой редукции плеоморфов (рис. 6, в).

У представителей Ornithodorini многочисленные дихотомические ветвления вершин плеоморфов создали густую корону, выполняющую защитную функцию. Этот способ (по теоретическим соображениям) менее совершенен, чем сплошная крышка, что и потребовало глубокого погружения капсуллярных волосков (*Pavlovskylla*) (рис. 3; 7, а), приводящего, в некоторых случаях, к разделению капсулы на два отдела (*Ornithodoros* s. str., рис. 1, 7, б). Вторым путем совершенствования капсулы орнитодорин явилось разрастание верхних краев ямки по «иксодовому» типу, что сопровождалось редукцией плеоморфов. Разные стадии этого процесса обнаруживаются у рецентных *Theriodoros* и *Alectorobius* (рис. 7, в, г).

Сходный путь совершенствования капсулы отмечен у *Alveonasus*. Однако ряд своеобразных черт в анатомии капсулы этих клещей заставляет нас выделять ее в особый тип. Образование щели здесь связано со смыканием верхних отделов капсуллярной ямки, а не с разрастанием ее краев, причем плеоморфы сохраняют обособленное положение в верхней области (рис. 4; 7, д), что может свидетельствовать о том, что на более ранних этапах эволюции здесь шел процесс разделения капсулы на два отдела. Смыкание сопровождалось перестройкой взаимного расположения

сенсилл капсулы. Кроме того, на больших увеличениях сканирующего микроскопа обнаружен анастомоз плеоморфов (рис. 5, 2).

Весьма вероятно, что именно формирование совершенного типа цельной крышки способствовало олигомеризации капсуллярных сенсилл у аргазин до 5. У орнитодорин в капсуле содержится 7 сенсилл.

В целом строение капсулы органа Галлера у аргасовых клещей достаточно хорошо совпадает с современными представлениями о филогенетических отношениях между группировками семейства (Филиппова, 1966). К ним относятся, в частности, представления о большей примитивности (по совокупности признаков) *Ornithodorini* в сравнении с *Argasinae*, ряд черт глубокой специализации в роде *Alveonanus*, в частности у *Al. lahorensis*, и многие другие.

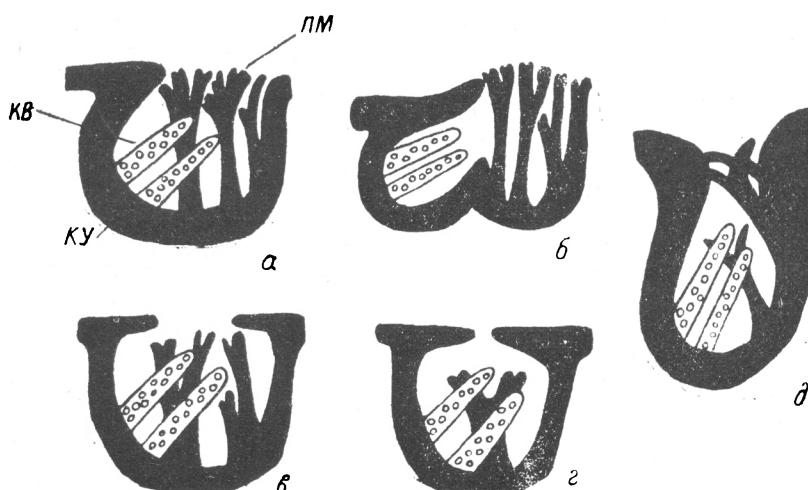


Рис. 7. Особенности строения капсулы некоторых орнитодорин.

Род *Ornithodoros* (триба *Ornithodorini*): *а* — подрод *Pavlovskya*, *б* — подрод *Ornithodoros* s. str., *в* — подрод *Theriodoros*, *г* — подрод *Alectrobius*; *д* — род *Alveonanus* (триба *Otobiini*). Обозначения такие же, как на рис. 1.

Таким образом, для аргасовых клещей характерна прогрессивная, с морфологической точки зрения, эволюция капсулы, которая выражается в совершенствовании несенсорных структур (плеоморфов) и общеанатомических преобразованиях: погружении сенсилл, формировании отделов капсулы, разрастании верхних краев ямки и других.

Передняя группа сенсилл. Функция второго отдела органа Галлера пока остается невыясненной. В поведенческих опытах на *Ixodes ricinus* (Ixodidae) Лис (Lees, 1948) показал, что она выполняет функцию гигро- и терморецепции. Однако Эль-Зиади (El-Ziady, 1958) не удалось подтвердить эти данные для аргасового клеща *Ornithodoros erraticus*.

В отличие от капсулы в состав передней группы сенсилл входят волоски разных типов: пористые, бороздчатые, тонкие и другие.

Пористые волоски по строению полностью идентичны капсуллярным, что позволяет предположительно говорить об их обонятельной функции. Вынесение их в переднюю группу могло быть связано со специализацией в направлении восприятия какого-либо определенного стимула (CO_2 , феромона или других).

Бороздчатые волоски (наша терминология) под разными наименованиями описаны у некоторых насекомых (Steinbrecht, 1969; Lewis, 1971; Елизаров и Чайка, 1972, 1975; McIver, 1974; Чайка, 1975, и др.). Комплексное морфофункциональное исследование волосков подобного типа у таракана *Periplaneta americana* (Altner e. a., 1977) показало, что в их состав входят гигро- и терморецепторные клетки. Однако в отношении иксодоидных клещей окончательно говорить о функции бороздчатых волосков мы не можем.

Функция остальных типов волосков в составе передней группы, за исключением содержащих тактильные mechanoreцепторы, также остается неясной.

Неопределенное функциональное значение передней группы сенсилл затрудняет трактовку тех или иных перестроек этого отдела органа Галлера. Однако различие в функции передней группы сенсилл и капсулы несомненно, о чем говорят независимые эволюционные преобразования обоих отделов органа Галлера.

В сравнении с иксодидами передняя группа сенсилл аргазид в целом обладает примитивными признаками: большее число волосков некоторых типов, их неустойчивый в ряде случаев набор. Процессы олигомеризации сенсилл передней группы у аргасовых клещей сопровождаются упрощением ультраструктуры волосковых отделов сенсилл, иногда их явной редукцией (Балашов, Леонович, 1977), редукция, впрочем, может и не сопровождаться олигомеризацией (*O. mouabata*). У иксодовых клещей выработался устойчивый (за некоторыми исключениями) набор волосков передней группы сенсилл, олигомеризация сопровождается, как правило, повышением степени развития определяющих функцию структур (Леонович, 1977, 1978).

Подводя общие итоги исследованиям строения органа Галлера аргасовых клещей, следует отметить, что у них в ходе эволюции развился достаточно совершенный и сложно устроенный рецепторный орган, прошедший длительную независимую эволюцию в различных группировках аргазид. Сходство выполняемой сенсиллами капсулы функции у всех Ixodoidea обусловило одинаковые тенденции в преобразованиях капсулы, реализующиеся, однако, на совершенно различных основах у иксодовых и аргасовых клещей. Определяющим фактором, обусловившим различия в преобразованиях основных отделов органа Галлера, редукцию передней группы сенсилл и некоторые другие признаки, явилось, видимо, характерное для аргасовых клещей первичное приспособление к убежищному типу паразитизма.

Л и т е р а т у р а

Б а л а ш о в Ю. С., С. А. Леонович. 1976. Морфологические особенности органа Галлера иксодовых клещей трибы Amblyommatini (Acarina, Ixodidae). — Энтомол. обозр., 55, (4) : 946—952.

Б а л а ш о в Ю. С., С. А. Леонович. 1977. Сравнительное исследование органа Галлера аргасовых клещей (Ixodoidea: Argasidae) в растровом электронном микроскопе. — В кн.: Морфология и диагностика клещей. «Наука», Л.: 24—33.

Б а л а ш о в Ю. С., С. А. Леонович. 1978. Наружная ультраструктура органа Галлера клещей подсемейства Ixodidae (Acarina; Ixodoidea) в связи с систематикой этой группы. — Тр. ЗИН АН СССР, 77 : 29—36.

Е л и з а р о в Ю. А., С. Ю. Чайка. 1972. Ультраструктурная организация обонятельных сенсилл антены и пальп комаров *Culex pipiens molestus* (Diptera, Culicidae). — Зоол. ж., 51, (11) : 1665—1674.

Е л и з а р о в Ю. А., С. Ю. Чайка. 1975. Электронно-микроскопическое исследование вкусовых и обонятельных сенсилл мошки *Boophthora erythrocephala* (De Geer) (Simuliidae : Diptera). — Вест. МГУ, сер. Биология, Зоология, 5 : 3—11.

Леонович С. А. 1977. Электронно-микроскопическое исследование органа Галлера клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). — Паразитология, 11, (4) : 340—347.

Леонович С. А. 1978. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). Энтомол. обозр., 57, (1) : 221—226.

Леонович С. А. 1979. Ультраструктурные исследования органа Галлера аргасовых клещей *Argas tridentatus* (Argasinae). — Паразитология, 13, (5) : 483—487.

Ф и л и п п о в а Н. А. 1966. Аргасовые клещи (Argasidae). — В кн.: Фауна СССР. Паукообразные. «Наука», Л., 4, (3) : 1—251.

Чайка С. Ю. 1975. Электронно-микроскопическое исследование обонятельных сенсилл москитов (Diptera: Phlebotomidae). — В кн.: Хеморецепция насекомых 2. Матер. 2-го Всес. симп. хеморец. насекомых. Вильнюс: 69—75.

Altringer H., H. S a s s, I. Altringer. 1977. Relationship between structure and function of antennal chemo-, hygro-, and thermoreceptive sensilla in *Periplaneta americana*. — Cell. Tiss. Res. 176 : 389—405.

Cerny V., W. S i x l, E. S. Honzakova, H. W a l t i n g e r. 1974. Raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen bei Zecken: *Argas reflexus* (Fabricius, 1794) — Larven (Acaria, Argasidae). — Mitt. Abt. Zool., 1973, 2 (1) : 443—446.

E l - Z i a d y S. 1958. The behaviour of *Ornithodoros erraticus* (Lucas, 1849), small form (Ixodoidea, Argasidae) towards certain environmental factors. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 51, (4) : 317—336.

L e e s A. D. 1948. The sensory physiology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. — J. Exp. Biol., (25) : 145—207.

L e w i s C. T. 1971. Superficial sense organs on the antennae of the fly, *Stomoxys calcitrans*. — J. Insect Physiol., 17, : 449—461.

M c I v e r S. B. 1970. Fine structure of antennal grooved pegs of the mosquito *Aedes aegypti*. — Cell. Tiss. Res., (153) : 327—337.

R o s h d y M. A., R. F. F o e l i x, R. C. A x t e l l. 1972. The subgenus *Persicargas* (Ixodoidea: Argasidae : Argas). 16. Fine structure of Haller's organ and associated tarsal setae of adult A. (P.) *arboreus* Kaiser, Hoogstraal and Kohls. — J. Parasitol., 58 (4) : 805—816.

S t e i n b r e c h t R. A. 1969. Comparative morphology of olfactory receptors. In: Olfaction and Taste, ed. by C. Plaffmann, Rockefeller University Press, 1969 : 3—21.

FINE STRUCTURAL INVESTIGATION OF HALLER'S ORGAN
IN ARGASID TICKS ORNITHODOROS MOUBATA
AND ALVEONASUS LAHORENSIS

S. A. Leonovich

S U M M A R Y

The paper completes the series of morphological investigations of the main distant receptor organ in the ticks of the family Argasidae by scanning and transmitting electron microscopy (Balashov a. Leonovich, 1977; Leonovich, 1979) and considers descriptions of the fine structure of Haller's organs of ornithodoid (*O. moubata*) and otobiinoid (*A. lahorensis*) types.

The summarising of the data on Haller's organ in argasids has enabled the author to suggest possible ways of evolution of this organ. An important role of transformations of different non-sensory structures in the evolution was shown. Characteristic features of the evolution of the organ in argasids are: morphologically progressive differentiation of a capsule (olfactory part of the organ) and reduction of an anterior group of sensilla.

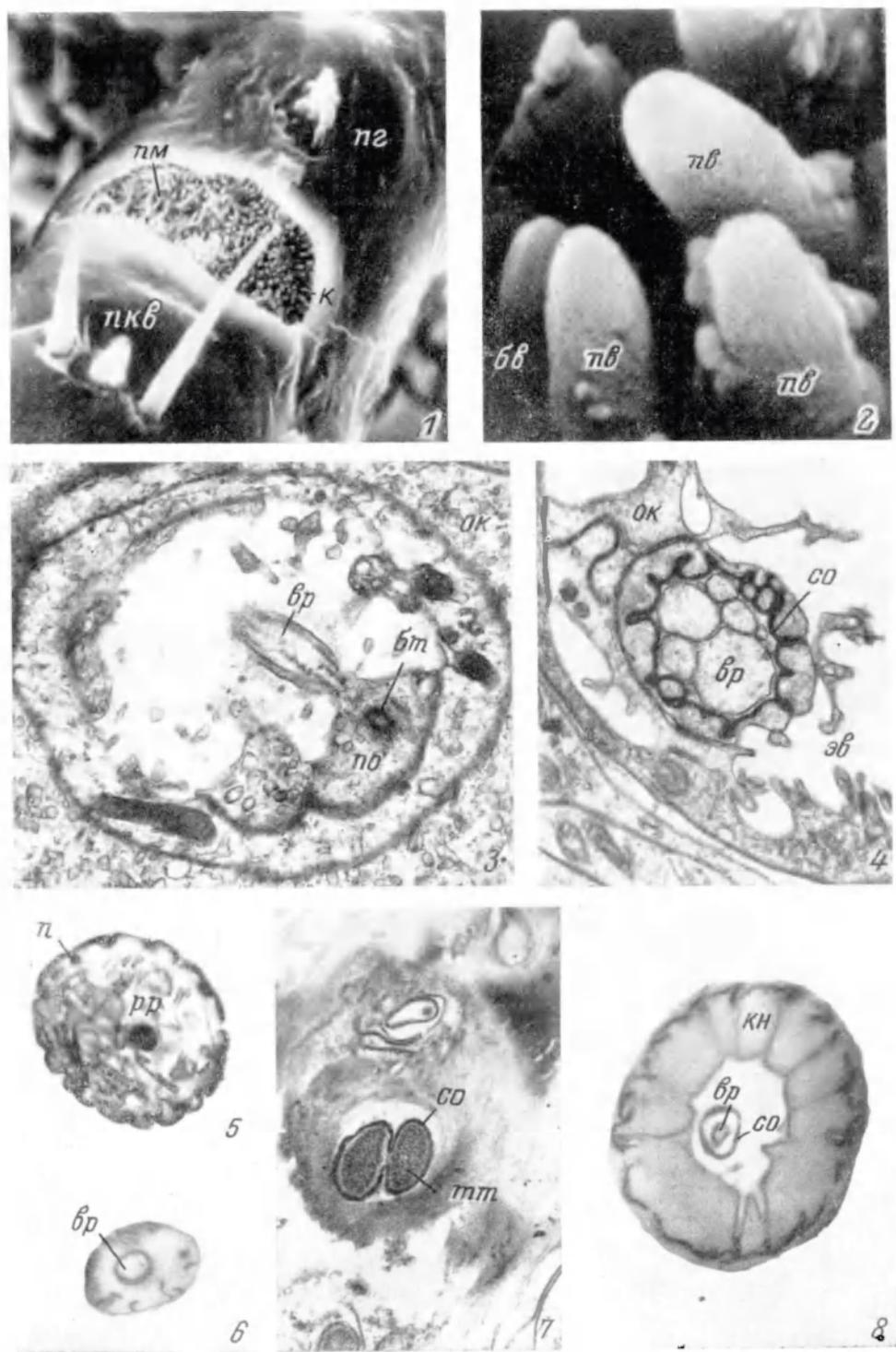


Рис. 2. Орган Галлера *O. moulayi*.

1 — общий вид органа в растровом электронном микроскопе. Ув. 1100; 2 — участок передней группы сенсилл. Ув. 9100; 3 — район базального тельца (БТ) и области начала реснички рецепторной клетки капсуллярной сенсиллы. Ув. 20 000; 4 — срез капсуллярной сенсиллы в районе видоизмененных ресничек. Ув. 18 000; 5 — срез капсуллярного волоска. Ув. 15 000; 6 — срез тонкого волоска. Ув. 18 000; 7 — трубчатые тельца механорецепторов (ТТ) в основании одного из волосков подгруппы сенсилл. Ув. 10 000; 8 — срез того же волоска. Ув. 18 000.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

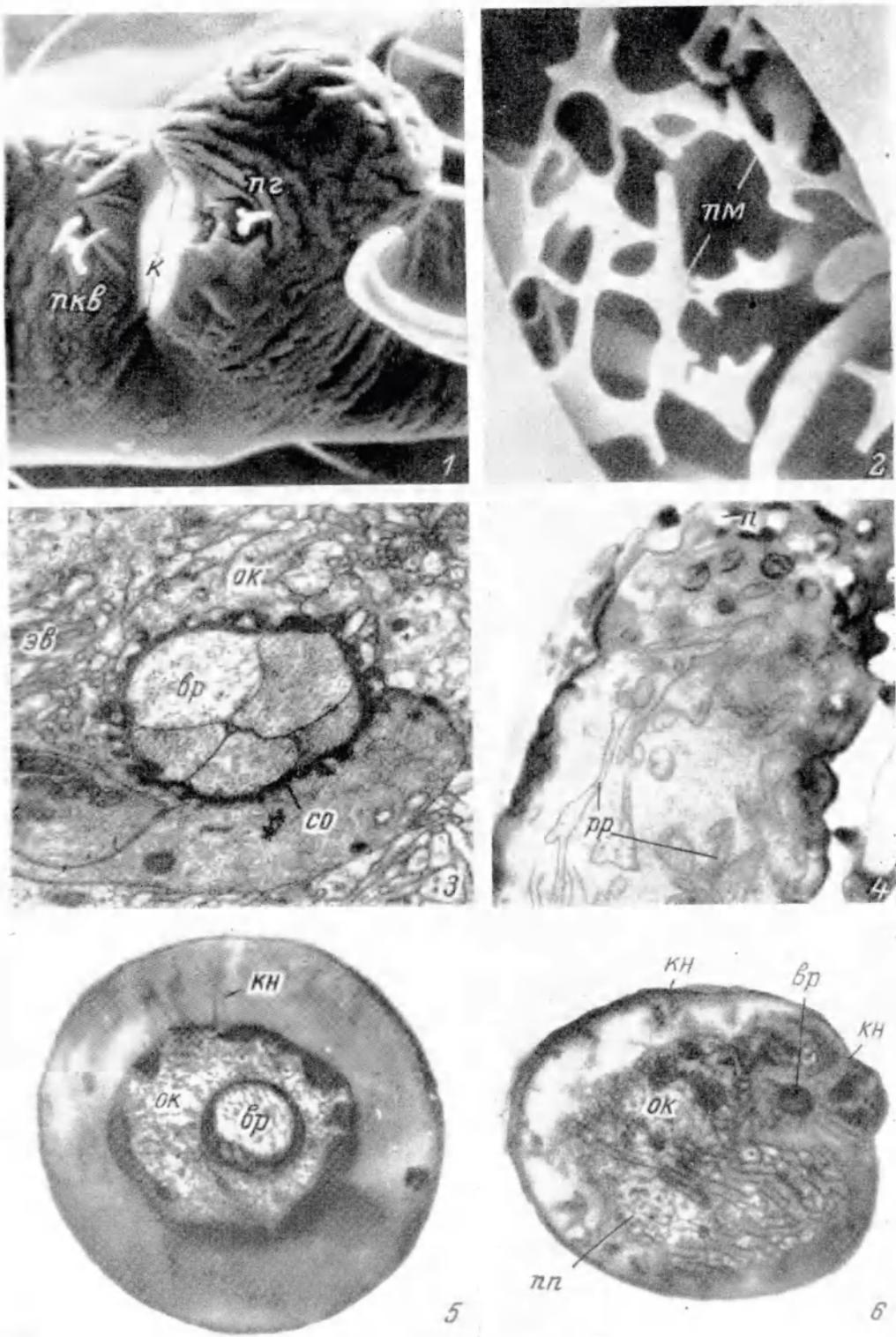


Рис. 5. Орган Галлера *Al. lahorensis*

1 — общий вид органа в сканирующем электронном микроскопе. Ув. 210; 2 — участок капсулярной шели. Ув. 5400; 3 — попоперечный срез обонятельной сенсиллы капсулы в районе видоизмененных ресничек. Ув. 18 000; 4 — косой срез волоска капсулярной сенсиллы. Ув. 18 000; 5 — срез «конического» волоска передней группы сенсиллы. Ув. 22 000; 6 — срез бороздчатого волоска. Ув. 24 000. Обозначения такие же, как на рис. 1.